

ÉTUDE DE LA FERMETURE DE LA SOCIÉTÉ AU COURS  
DES PREMIÈRES PHASES DE SON ONTOGENÈSE CHEZ  
LA FOURMI : *MESSOR BARBARUS* (L.)  
(HYMENOPTERA FORMICIDAE)

P. CERDAN et G. DÉLYE

*Laboratoire de Zoologie Biotaxonomie, Université de Provence*  
3, place Victor Hugo, F-13331 Marseille Cedex 3

Reçu le 16 juin 1987

Accepté le 29 janvier 1988

RESUME

Les sociétés de *Messor barbarus* apparaissent monogynes et fermées. Des expériences sur des sociétés en cours de fondation ont montré que leur fermeture n'est pas totale. Tant que la femelle fondatrice est seule, elle attaque et tue tous les individus étrangers. Son agressivité diminue quand elle possède du couvain. Peu après la naissance des premières ouvrières, les individus étrangers sont adoptés et il est même possible d'obtenir des sociétés définitivement digynes en réunissant deux jeunes sociétés. Au bout de quelques semaines naissent des ouvrières agressives vis-à-vis des étrangers et les sociétés sont alors définitivement fermées. Des explications à ces changements de l'agressivité sont proposées et discutées.

SUMMARY

**Study on the closure of the society during the first phases of its ontogenesis  
in the ant *Messor barbarus* (L.)**

Colonies of *Messor barbarus* are monogynous and closed. Tests on societies during foundation showed that their closure is not complete. As long as the gyne is alone, she attacks and kills any stranger. When she has eggs and larvae, she accepts foreign eggs and larvae. With young workers, she may accept foreign workers and tolerate another gyne. It is possible to form a colony with two queens by joining two young societies. Older workers become aggressive and attack foreign conspecific ants: the societies are then permanently closed. Explanations of these changes in aggression are discussed.

INTRODUCTION

Les sociétés de fourmis sont dites fermées lorsqu'une forte agressivité se manifeste entre membres de sociétés différentes appartenant à la même espèce. L'introduction expérimentale d'un individu dans une société étran-

gère entraîne sa mise à mort. La fusion de deux sociétés est impossible (LE MASNE, 1952, 1985).

Le degré de fermeture de la société varie grandement d'une espèce à l'autre. Il peut même varier au sein d'une espèce (PROVOST, 1985). En conditions expérimentales certaines sociétés peuvent adopter des individus appartenant à une espèce, voire un genre, différent (JAISSON, 1971, 1972 ; ERRARD, 1984). Il est admis que les sociétés monogynes sont généralement fermées et que les sociétés polygynes sont fréquemment ouvertes (HÖLLDOBLER *et al.*, 1977 ; DE VROEY, 1979).

De très nombreux travaux font penser que des caractéristiques chimiques propres à chaque société (« l'odeur de société ») constituent l'élément déterminant dans la reconnaissance mutuelle de ses membres, donc, dans la fermeture du groupe (HÖLLDOBLER *et al.*, 1980 ; BONAVITA-COUGOURDAN *et al.*, 1986). Des hydrocarbures portés par les cuticules des ouvrières constituent cette « signature » chimique, comme l'ont récemment montré des expériences de transfert de ces substances sur des leurres (BONAVITA-COUGOURDAN *et al.*, 1986, 1987).

Jusqu'ici les recherches sur la fermeture des sociétés de fourmis ont été menées principalement sur des sociétés âgées. Il nous a paru intéressant d'étudier ce point sur des sociétés très jeunes, au cours de leur fondation et juste après, en analysant l'agressivité entre femelles fondatrices, puis entre ces femelles et les premières ouvrières et du couvain ou des ouvrières provenant d'une société différente.

Nous avons choisi pour cette étude une fourmi moissonneuse commune dans la région méditerranéenne, *Messor barbarus*, dont nous étudions par ailleurs d'autres aspects de la biologie (CERDAN *et al.*, 1986).

## MATERIEL ET METHODES

Les fondatrices et les sociétés étudiées proviennent de la Crau (Bouches-du-Rhône), ancien delta de la Durance, qui forme un triangle de 560 km<sup>2</sup> ; c'est une plaine de galets siliceux, colonisée par une pelouse de type steppique à *Brachypodium ramosum*. *Messor barbarus* y niche dans des nids souterrains dont les orifices se dispersent sur une surface variant de 0,5 à 25 m<sup>2</sup>. Une société adulte comprend une reine et de 5 500 à 21 000 ouvrières (CERDAN, 1984).

Ces sociétés sont fermées : la mise en présence d'ouvrières appartenant à des sociétés différentes est immédiatement suivie de combats, généralement mortels. Dans les zones où les nids sont nombreux, les colonnes de récolte décrivent parfois des courbes accentuées qui évitent les rencontres. La fondation des sociétés est du type indépendant avec claustration complète : la femelle élève seule ses larves jusqu'à l'apparition des premières ouvrières, sans quitter la cellule de fondation.

125 femelles ayant perdu leurs ailes ont été capturées sous des galets le 28 septembre 1984, le jour d'un vol nuptial massif (CERDAN *et al.*, 1987) auquel ont participé toutes les sociétés de la région. En outre, durant le mois d'octobre, 37 fondatrices ont été extraites de leur galerie verticale en cours de creusement, repérable grâce au cône de déblais qui en coiffe l'orifice. Les femelles ont été récoltées dans trois stations d'un hectare environ chacune, formant entre elles un triangle de 2, 13 et 15 km de côté.

Le 6 novembre, toutes les femelles sont placées en chambre froide à 13° C, dans de grands nids de type Janet comprenant chacun 66 logettes individuelles (sans communication). En 7 jours la température est abaissée à 8° C, puis stabilisée. Après 76 jours en chambre froide (des tests ont montré que ce temps était nécessaire pour obtenir ensuite une ponte rapide et abondante), les femelles sont installées et maintenues dans une enceinte à 27° C. Chacune a été placée dans un nid comportant une loge (diamètre 6 cm) creusée dans un bloc de plâtre contenu dans une boîte de Petri en plastique, et comportant latéralement une cuve à eau. Un tube placé à demeure permet de relier cette loge à l'extérieur.

Les fondatrices ne reçoivent aucune nourriture. Dès l'apparition des ouvrières des graines sont dispersées dans une boîte constituant le milieu extérieur. Les événements de la fondation et de la croissance de la jeune société sont datés à partir du jour de sortie de la chambre froide. La chronologie du développement de la société est connue par l'observation quotidienne de 15 fondatrices : ponte le 7<sup>e</sup> jour ( $\pm 1$ ) ; premières larves le 23<sup>e</sup> jour ( $\pm 2$ ) ; mue nymphale entre le 30<sup>e</sup> jour et le 38<sup>e</sup> jour ; durée du stade nymphal de 17 à 22 jours ; apparitions des imagos entre le 45<sup>e</sup> et le 61<sup>e</sup> jour (moyenne : 50<sup>e</sup>). Sur 81 femelles non concernées par les premières expériences, 69 ont fondé une société, 8 sont mortes sans avoir pondu, 4 n'ont pas réussi à élever leurs jeunes larves.

Les femelles mises en expérience proviennent indifféremment des captures faites en octobre ou aussitôt après le vol nuptial. Des tests comparatifs (Student) ne font apparaître aucune différence entre ces deux lots en ce qui concerne les faits rapportés dans le présent travail. Il n'y a pas non plus de différence entre les individus provenant des 3 stations de capture. Trois types d'expériences ont été réalisés :

*Les expériences A* : concernent des fondatrices qui n'ont pas encore pondu. Dans les expériences  $A_1$ , on met en présence des femelles peu après le vol nuptial : soit ( $A_1, a$ ) placées dans un même nid, par 2 ou 3 (10 et 5 groupes), soit ( $A_1, b$ ) en unissant deux nids par leur tube d'accès (5 paires). Les expériences  $A_2$ , sont identiques mais concernent des femelles ayant subi les 76 jours d'hivernage :  $A_2, a$  (10 paires de fondatrices) et  $A_2, b$  (3 paires de fondatrices).

*Les expériences B* : réalisées après l'hivernage concernent des femelles pourvues de couvain ( $B_1$ ) puis d'ouvrières ( $B_2, B_3$ ).

— Dans les expériences  $B_1$ , 50 fondatrices reçoivent à intervalles courts (29 fois), entre le 7<sup>e</sup> et le 45<sup>e</sup> jour, du couvain pris à une autre fondatrice ou dans une société adulte. Le 45<sup>e</sup> jour (moment de l'apparition des premières ouvrières), chaque société a accès à une arène extérieure où de la nourriture (graines) est distribuée.

— Dans les expériences  $B_2$ , on introduit dans ces mêmes sociétés 1 à 5 ouvrières provenant d'une autre jeune société ou des ouvrières incomplètement pigmentées, non agressives, prises dans des sociétés adultes. 55 introductions de ce type ont été réalisées, dans chacune des 50 sociétés, du 7<sup>e</sup> au 150<sup>e</sup> jour.

— Dans l'expérience  $B_3$ , nous introduisons pendant quelques minutes, en empêchant que le combat ne devienne meurtrier, une ouvrière agressive (ouvrière *major* prise dans une société adulte), dans des sociétés déjà testées en  $B_1$  et  $B_2$ . Si la reine ou les jeunes ouvrières ne se défendent pas, nous introduisons une autre reine, ayant montré dans les tests précédents de la même expérience qu'elle avait perdu son comportement agressif. Entre le 7<sup>e</sup> et le 120<sup>e</sup> jour, dans 18 sociétés, ce test est réalisé 44 fois. Entre le 121<sup>e</sup> et le 150<sup>e</sup> jour, les 50 sociétés subissent chacune 10 fois le test.

*Les expériences C* : sont réalisées à partir du 50<sup>e</sup> jour sur de jeunes sociétés provenant de reines non encore mises en expérience (19 sociétés) ou survivant après les expériences A (13 sociétés).

— Dans l'expérience  $C_1$ , nous connectons les nids 2 par 2 (10 nids au total) ; comme ces 2 nids n'ont pas accès à un milieu extérieur, l'expérience n'est poursuivie que durant 15 jours.

— Dans l'expérience C<sub>2</sub> nous plaçons 22 jeunes sociétés, avec l'orifice de leur nid ouvert, dans 2 arènes (45 × 60 cm). Au fur et à mesure de leur éclosion, les ouvrières sont marquées à la peinture cellulosique, (1 couleur par société); des graines sont dispersées dans les arènes.

Dans chacun des tests nous notons les manifestations d'agressivité (ou leur absence) entre les insectes mis en présence. Pour l'ensemble des tests de chacune des expériences A et B, effectuées un même jour, nous calculons le pourcentage de sociétés agressives.

La figure 1 regroupe les résultats de nos expériences exprimés en pourcentage de fondatrices ou de sociétés agressives. Pour les parties non horizontales des courbes nous calculons les droites de régression et nous indiquons le coefficient de corrélation ( $r$ ).

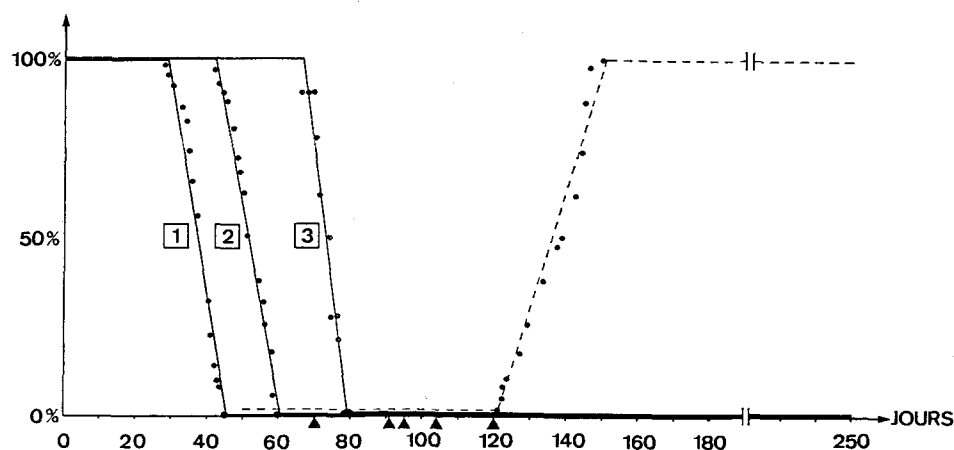


Fig. 1. — Evolution de l'agressivité des femelles fondatrices et des ouvrières au cours des premières phases du développement de la société, chez *Messor barbarus*. Chaque point correspond à la proportion de femelles fondatrices ou de jeunes sociétés ayant manifesté de l'agressivité lors d'un test. Seuls sont représentés les points situés sur les parties non horizontales des courbes.

— : pourcentage de femelles agressives vis-à-vis d'individus étrangers.

1 : vis-à-vis du couvain (expérience B<sub>1</sub>, 50 sociétés,  $r = -0,98$ , P 0,01).

2 : vis-à-vis d'ouvrières non agressives (expérience B<sub>2</sub>, 50 sociétés,  $r = -0,99$ , P 0,01).

3 : vis-à-vis d'ouvrières agressives et de femelles fondatrices (expérience B<sub>3</sub>, 18 sociétés,  $r = -0,98$ , P 0,01).

----- : pourcentage de sociétés dont les ouvrières sont agressives vis-à-vis d'ouvrières et de reines étrangères (expérience B<sub>3</sub>, 50 sociétés,  $r = + 0,98$ , P 0,01).

Δ : fusions spontanées de sociétés.

Fig. 1. — Changes in aggressiveness of founding gynes or workers during the first growth period in societies of *Messor barbarus*. Each point represents the proportion of founding gynes or young societies which appeared aggressive during a test.

— : Proportion of aggressive gynes.

1 : towards brood (test B<sub>1</sub>).

2 : towards non-aggressive workers (test B<sub>2</sub>).

3 : towards aggressive workers or founding females (test B<sub>3</sub>).

----- : proportion of societies with aggressive workers towards aliens (test B<sub>3</sub>).

Δ : spontaneous union of societies.

## RESULTATS

A. — Dans les expériences  $A_1$  (peu après l'essaimage), les reines qui sont réunies dans un même nid ( $A_{1a}$ ) se battent immédiatement. Les combats alternent avec de longues périodes d'inactivité pendant lesquelles une reine (tantôt l'une, tantôt l'autre), place souvent sa tête sous le corps de l'autre, alors dressée sur ses pattes. Plus rarement, les reines s'évitent et restent chacune d'un côté de la loge du nid. Au bout de 24 heures, dans un des 10 nids réunissant deux femelles, les deux reines sont mortes, une seule est morte dans trois autres ; pour les nids contenant trois reines, dans un des nids deux d'entre elles sont mortes, dans deux nids une femelle est morte. Dans les autres nids les combats continuent de manière sporadique. 39 jours après l'essaimage, quand les nids sont placés en chambre froide, il reste 11 nids avec une femelle et deux nids avec deux femelles (l'un qui contenait deux femelles au début de l'expérience, l'autre trois). Après l'hivernage, un seul nid contient encore deux fondatrices vivantes. Cette société digyne démarre difficilement : jusqu'au 195<sup>e</sup> jour les fondatrices tuent les nymphes avant l'éclosion ; puis elles les laissent éclore et 150 ouvrières naissent en 100 jours. Cette société digyne vit encore en mai 1987 et possède plus de 500 ouvrières.

Quand les nids sont reliés deux par deux (expérience  $A_1, b$ ), les combats ne s'engagent pas immédiatement. Cependant, au bout de 22 jours il ne reste plus qu'une fondatrice vivante dans chaque paire de nids. Dans les expériences effectuées après l'hivernage ( $A_2$ ), les fondatrices réunies dans un seul nid ( $A_{2, a}$ ) se battent immédiatement. Après 24 heures, dans 7 nids il ne reste qu'une fondatrice. Au bout d'une semaine il en est de même pour les 10 nids. Quand les nids sont réunis par un tube ( $A_{2, b}$ ), au bout de 11 jours il ne reste qu'une femelle vivante dans chaque couple de nids.

B. — Dans les expériences B, du couvain étranger est présenté aux fondatrices : si elles n'ont que des œufs, elles tuent les larves introduites mais acceptent les œufs étrangers, et rien n'indique qu'elles les consomment préférentiellement (l'oophogie est importante chez les fondatrices). Du couvain, provenant de sociétés en fondation ou de sociétés adultes, est présenté à des fondatrices possédant des larves ; quand il est perçu, après quelques contacts antennaires et de rares ouvertures de mandibules, non suivies de morsure, il est placé avec celui de la fondatrice et soigné comme lui. Cette adoption n'est possible que si le couvain étranger est aux mêmes stades que celui de la fondatrice, qu'il s'agisse de petites larves, de larves moyennes ou de nymphes. Une fois qu'une reine a accepté du couvain étranger elle continue à en accepter. Le pourcentage de femelles agressives vis-à-vis du couvain diminue au cours du temps (*fig. 1*, courbe 1).

Les fondatrices à qui l'on présente de jeune ouvrières ou des ouvrières de jeunes sociétés, qui n'ont pas de comportement agressif (expérience  $B_2$ ), massacrent ces dernières tant qu'elles n'ont pas de nymphes. Après l'appari-

tion des nymphes, elles acceptent ces ouvrières dans 25 % des cas. Dès que la fondatrice possède des ouvrières elle accepte, dans 96 % des cas, des ouvrières étrangères non agressives. Le pourcentage de reines agressives vis-à-vis des ouvrières étrangères (*fig. 1*, courbe 2) chute en quelques jours.

Les fondatrices à qui l'on présente des ouvrières agressives de sociétés adultes (expérience B<sub>3</sub>) se défendent de façon efficace ; les ouvrières des sociétés en cours de fondation par contre se laissent massacrer. Après le 80<sup>e</sup> jour, les reines, qui ne se défendent plus lorsqu'elles sont attaquées par des ouvrières étrangères, sont mises en présence d'autres reines non agressives ; nous n'observons aucun signe d'hostilité : toutes nos expériences conduisent à la cohabitation des reines. La courbe 3 de la *figure 1* représente la baisse de pourcentage de reines qui se battent avec des ouvrières agressives ou d'autres reines. Du 80<sup>e</sup> jour au 120<sup>e</sup> jour le comportement des reines comme celui des ouvrières est caractérisé par une absence complète d'agressivité : attaquée, la société ne se défend plus.

Après le 120<sup>e</sup> jour, la reine est toujours passive devant les agressions d'ouvrières adultes introduites dans son nid. En revanche les ouvrières de la jeune société attaquent et tuent les individus étrangers. Cette agressivité n'apparaît que dans les sociétés assez peuplées (50 à 100 ouvrières). La courbe 4 de la *figure 1* montre la rapide augmentation du pourcentage des sociétés agressives.

C. — Dans les nids reliés deux par deux (expérience C<sub>1</sub>) du 50<sup>e</sup> au 65<sup>e</sup> jour, les ouvrières circulent d'un nid à l'autre sans que la moindre manifestation d'agressivité puisse être observée. Quand les reines se rencontrent, généralement dans le tube reliant les deux nids, elles effectuent des morsures brèves. Ces combats cessent bientôt : chaque reine commence à boucher le tube de communication avec des graines et des débris ; les ouvrières achèvent ce travail, isolant les deux sociétés.

Dans les arènes réunissant des jeunes sociétés (expérience C<sub>2</sub>), du 50<sup>e</sup> au 70<sup>e</sup> jour les ouvrières sortent très peu de leur nid ; il n'y a pratiquement pas de contacts entre les sociétés. Après le 70<sup>e</sup> jours, les ouvrières commencent à explorer l'arène : elles entrent fréquemment dans un nid étranger où elles sont tolérées. Certaines ouvrières ont ainsi changé au moins trois fois de nid.

Cinq fusions de sociétés (repérées par les triangles sur la *figure 1*) se produisent spontanément pendant la période d'agressivité nulle, entre le 70<sup>e</sup> et le 120<sup>e</sup> jour. Le facteur déterminant est la sécheresse des nids : une société dont le nid est trop sec migre dans un nid voisin, plus humide. Les sociétés migrant ainsi, ont au moins 30 ouvrières. La rencontre des deux reines ne donne lieu qu'à quelques contacts antennaires, elles s'installent de part et d'autre du couvain et sont léchées et nourries indifféremment par toutes les ouvrières. Toutes deux pondent. Ces sociétés sont définitivement digynes et croissent beaucoup plus vite, durant cette première année, que les sociétés monogynes.

## CONCLUSION - DISCUSSION

Entre le 120<sup>e</sup> et le 150<sup>e</sup> jour, les ouvrières sont devenues agressives : si une étrangère pénètre dans le nid elle est menacée, parfois mordue, et s'enfuit rapidement. Aucune fusion de société ne se produit plus.

Du 150<sup>e</sup> au 250<sup>e</sup> jour, les rencontres entre les ouvrières, dans les arènes, sont suivies de morsures brèves puis de la fuite des deux individus ; les morsures prolongées sont rares. Pendant cette période, 8 sociétés, parmi les plus peuplées (dont deux digynes) ont pillé les nids de sociétés plus petites ; les ouvrières adultes sont tuées, le couvain et quelques ouvrières immatures sont emportés et adoptés, les graines sont récupérées.

Les fondatrices réunies après l'essaimage ou après l'hivernage ne se tolèrent pas : elles se battent jusqu'à ce qu'il ne reste qu'un individu par nid. Chez *M. ebeninus*, G. TOHME (1975) a observé que de tels combats n'ont lieu entre fondatrices sœurs (issues d'un même nid) qu'après la ponte des premiers œufs, alors que des femelles issues de nids différents se battent dès leur réunion.

Avant l'apparition des premières ouvrières, les fondatrices détruisent tout œuf, larve, ou ouvrière qui leur sont présentés sauf les stades du couvain présents dans leur progéniture. On doit se demander quels sont les critères (forme, taille, odeur...?) qui permettent cette reconnaissance des stades, alors que le couvain étranger ne semble pas reconnu comme tel. Dès l'éclosion de leurs premières ouvrières, les fondatrices perdent leur agressivité vis-à-vis d'ouvrières étrangères non agressives.

Peu après elles perdent leur agressivité vis-à-vis d'autres femelles fondatrices ; elles deviennent en même temps incapables de se défendre de manière efficace si elles sont attaquées par des ouvrières étrangères agressives. Cette disparition de l'agressivité survient en même temps que la perte d'autres comportements : un mois environ après l'apparition des ouvrières, les reines deviennent incapables de soigner leur couvain et de préparer les graines pour l'alimentation des larves.

Pendant une période d'un mois et demi les jeunes sociétés sont totalement ouvertes : la reine comme les premières ouvrières ne sont plus agressives. Pendant cette période, des fusions expérimentales sont possibles, donnant des sociétés digynes durables. Les ouvrières qui apparaissent par la suite sont agressives.

La diminution progressive du pourcentage de fondatrices agressives peut dépendre d'au moins deux facteurs : d'une part l'existence d'une période de quelques jours au cours de laquelle l'agressivité de chaque individu diminuerait jusqu'à disparaître ; d'autre part des différences entre sociétés dans la vitesse de développement des larves et l'apparition des ouvrières ; l'état du couvain et la présence des premières ouvrières sont les facteurs qui, chez

les fondatrices, conditionnent l'agressivité ou la tolérance envers les individus étrangers.

L'augmentation du pourcentage des sociétés dont les ouvrières sont agressives est progressive. Les petites sociétés ne sont pas agressives, elles le deviennent quand leur effectif atteint 50 à 100 individus. Il pourrait s'agir d'une limite à partir de laquelle naissent des individus à comportement agressif normal (nous avons constaté que les premières ouvrières ne deviennent jamais agressives). Cet effectif limite est atteint plus ou moins vite suivant les sociétés mais, par ailleurs, deux sociétés d'effectif égal peuvent l'une tolérer, l'autre agresser les individus étrangers.

Des facteurs chimiques, en particulier certaines molécules portées par la cuticule, jouent un rôle important dans la reconnaissance sociale. On peut penser que la perte d'agressivité des reines est due à une baisse de la capacité de discrimination de ces molécules. Les ouvrières qui ne sont pas attaquées par les jeunes sociétés, et ne sont pas agressives n'émettent peut être pas d'« odeur de société » et ne semblent pas la distinguer. La gamme complète des hydrocarbures portés par la cuticule, qui constitue cette « odeur de société » n'est peut être acquise que progressivement comme chez *Manica rubida* et *Formica selysi* (ERRARD, in LENOIR et PROVOST, 1986). Chez divers *Leptothorax* cependant, les ouvrières immatures, incomplètement pigmentées, possèdent la gamme complète de ces hydrocarbures et peuvent être agressives (PROVOST : communication personnelle).

Plusieurs auteurs (ISINGRINI *et al.*, 1985 ; LENOIR *et al.*, 1986 ; MOREL, *et al.*, 1986) ont montré que les jeunes ouvrières mémorisent les caractéristiques chimiques des individus qui les entourent pendant leurs premiers jours d'existence. Elles attaquent les étrangers lorsqu'elles sont devenues aptes à les détecter. Les premières ouvrières des jeunes sociétés de *M. barbarus* n'acquièrent peut-être pas cette aptitude pendant leur courte vie (21 jours en moyenne), ce qui expliquerait qu'elles ne deviennent jamais agressives.

Les jeunes ouvrières de *Formica polyctena* possèderaient une substance inhibitrice de l'agression (JAISSON, 1972). Nos expériences n'ont pas permis de la mettre en évidence chez les jeunes ouvrières de *M. barbarus*.

Bien que normalement monogyne, *M. barbarus* peut, en conditions expérimentales, former des sociétés digynes. Nous n'avons jamais observé de telles sociétés en Crau, mais leur existence ne peut être totalement exclue. La période d'ouverture des jeunes sociétés prend place en saison sèche : nous avons montré qu'un dessèchement du nid incite la société à entreprendre un déménagement qui peut être à l'origine d'une fusion. Dans la nature, les jeunes sociétés auraient tendance à s'enfoncer dans le sol plutôt qu'à quitter un nid trop sec comme elles le font au laboratoire.

Nos méthodes expérimentales permettent de réaliser des sociétés di, voire polygynes, dont la croissance, les relations interindividuelles et la fer-

meture seront à comparer avec celles de sociétés monogynes ; la diversité génétique de telles sociétés pourrait être en rapport avec une fermeture moins stricte du groupe social.

#### Bibliographie

- BONAVITA-COUGOURDAN A., CLEMENT J.L., 1986. — Processus de reconnaissance chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop. *Bul. S.F.E.C.A.*, 1, 49-55.
- BONAVITA-COUGOURDAN A., CLEMENT J.L., LANGE C., 1987. — Nestmate recognition: the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *J. Entomol. Sci.*, 22, 1-10.
- CERDAN P., 1984. — Contribution à l'étude de *Messor barbarus* (L.) et *Messor sanctus* (FOREL) en Crau. D.E.A. écol. Univ. Aix-Marseille I.
- CERDAN P., BOREL L., PALLUEL J.L., DELYE G., 1986. — Les fourmis moissonneuses et la végétation de la Crau (Bouches-du-Rhône). *Ecol. Méd.*, XII, 15-23.
- CERDAN P., DELYE G., 1987. — La fondation et les premières années du développement de la société de *Messor barbarus* (L.) (Hym., Formicidae). *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 305, 31-34.
- DE VROEY C., 1979. — Aggression and Gause's law in ants. *Physiol. Entomol.*, 4, 217-222.
- ERRARD C., 1984. — Evolution en fonction de l'âge des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospécifiques chez les fourmis des genres *Camponotus* et *Pseudomyrmex*. *Insect. Soc.*, 31, 185-198.
- HÖLDOBLER B., WILSON E.O., 1977. — The number of queens; an important trait in ant evolution. *Naturwiss.*, 64, 8-11.
- HÖLDOBLER B., MICHENER C., 1980. — Mechanism of identification and discrimination in social Hymenoptera. *Evolution of Social Behavior*. Markl, ed: Verlag Chemie. 35-58.
- ISINGRINI M., LENOIR A., JAISSON P., 1985. — Preimaginal learning as a basis of colony-brood recognition in the ant *Cataglyphis cursor*. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, U.S.A., 82, 8545-8547.
- JAISSON P., 1971. — Expériences sur l'agressivité chez les fourmis. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 273, 2320-2323.
- JAISSON P., 1972. — Nouvelles expériences sur l'agressivité chez les fourmis: existence probable d'une substance active inhibitrice de l'agressivité et attractive secrétée par la jeune Formicine. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 274, 302-305.
- LE MASNE G., 1952. — Classification et caractéristiques des principaux types de groupements sociaux réalisés chez les Invertébrés. *Coll. Intern. C.N.R.S.*, 34, (Structure et Physiologie des Sociétés, Animales). Paris, 19-70.
- LE MASNE G., 1985. — Sociétés animales. *Encyclopaedia Universalis*, XVI, 1058-1071.
- LENOIR A., ISINGRINI M., 1986. — Colony recognition in the ant *Cataglyphis cursor* (Hym. Formicidae). *10th International Congress I.U.S.S.I.*, Munich, sous presse.
- LENOIR A., PROVOST E., 1986. — Tables rondes: la fermeture des sociétés d'insectes. *Bul. S.F.E.C.A.*, 1, 293-296.
- MOREL L., 1986. — Ontogenèse de la reconnaissance des membres de la société chez la fourmi *Camponotus floridanus*. *Bul. S.F.E.C.A.*, 1, 73-81.
- MOREL L., VANDER MERR R.K., 1986. — Nestmate recognition in *Camponotus floridanus*: Behavioral and chemical evidence for the role of age and social experience. *10th International Congress I.U.S.S.I.*, Munich, sous presse.
- PROVOST E., 1985. — Etude de la fermeture de la société chez les fourmis. I. Analyse des interactions entre ouvrières de sociétés différentes lors de rencontres expérimentales chez des fourmis du genre *Leptothorax* et chez *Camponotus lateralis* Ol. *Ins. Soc.* 32, 445-462.
- TOHME G., 1975. — Ecologie, biologie de la reproduction et éthologie de *M. ebeninus* Forel. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 59, 171-251.